

UNTERSUCHUNG DER ENTWICKLUNG DER EPIDERMIS DES PSILOTINAE- UND DES FILICINAE-BLATTES UND DER ENTWICKLUNG DES STOMAS

I. MARÓTI

Botanisches Institut der Universität Szeged
(Dir.: Prof. Dr. P. Greguss)

Einleitung

Entwicklung und Struktur des Hautgewebes und des Stomas widerspiegeln in vielen Fällen den Entwicklungsgrad und die natürliche taxonomische Lage der Art und der Familie. FLORIN (1931, 1933) hat bei der Untersuchung der Epidermis der *Coniferales* und *Cordaitales*, sowie der *Cycadales* und *Bennettitales* morphogenetische Stufen des Stomas festgestellt, die häufig mit der phylogenetischen Reihe der Familie koinzidieren.

Bei der Untersuchung des Hautgewebes des Farnblattes (21, 22, 23) haben wir beobachtet, daß die Struktur des Stomas und der Aufbau der Epidermis für die einzelnen Familien und Arten charakteristisch sind. Auch bei den Farnen können morphogenetische Reihen festgestellt werden. Um befriedigend entscheiden zu können, inwiefern diese morphogenetischen Reihen den phylogenetischen Stufen entsprechen, und ob die Epidermis die phylogenetische Entwicklungsstufe einer Familie widerspiegelt, müssen eingehende vergleichende Untersuchungen der Entwicklung der Epidermis und des Stomas ausgeführt werden.

Zur Klasse *Psilotinae* gehören etwa 8 rezente Arten, zu den 15 *Pteropsida*-Familien beiläufig 10 000 Arten. Nur wenige Autoren haben sich mit der Entwicklung der Blattepidermis und des Stomas dieser stark bevölkerten Klassen beschäftigt. Die ersten Beobachter der Entwicklung des Farnstomas waren OUDEMANS (1856), HILDEBRAND (1866) und STRASBURGER (1867). OUDEMANS (31) konnte betreffs der Entwicklung der Spaltöffnung von *Anemia fraxinifolia* noch zu keinem endgültigen Resultat kommen, und setzte viererlei Entwicklungsmöglichkeiten voraus. HILDEBRAND (14) beschäftigte sich schon mit der Untersuchung mehrerer Arten, eingehend aber mit *Anemia fraxinifolia*. RAUTER (1870) verglich die Entwicklung der Stomata von *Niphobolus lingua*, *Anemia fraxinifolia* und *Pteris longifolia*. PRANTL (1881) beobachtete im Laufe seiner anatomischen und taxonomischen Untersuchungen an den *Schizaeaceae* auch die Entwicklung der Spaltöffnung der *Schizaea pennula*. BRITTON und TAYLOR (1909) befaßten sich mit der Entwicklung des Blattes der *Schizaea pusilla* und auch mit der Entwicklung des Stomas.

Über die Struktur der Epidermis und des Stomas der *Psilotinae* und *Filicinae* bringen mehrere Autoren Beschreibungen und Zeichnungen: DANGEARD (1890—91) nimmt bei der Beschreibung der *Tmesipteris*-Arten auch die Struktur in Betracht. ZIMMERMANN (1927) vergleicht die Stomastruktur von *Psilophyta* und *Psilotales*. VETTER (1951) schreibt in seiner Arbeit auch über die Struktur der Epidermis von *Psilotum nudum*. CHRIST und GIESENHAGEN (1899) beachten bei der Beschreibung von *Archangiopteris henryi* auch die Struktur der Epidermis. GIESENHAGEN (1901) bringt in seiner Monographie über die Gattung *Niphobolus* auch Zeichnungen der Struktur der Epidermis. HABERLANDT (1887) vergleicht die Epidermis mehrerer Farne. POTONIE (1881) klassifiziert die Farne auf Grund der an dem Blattstiel befindlichen Stomata. RICHTER (1916) vergleicht bei der Beschreibung der *Schizaea hallieri* Art

auch die Struktur der Epidermis mit der anderer *Schizaea*-Arten. OGURA (1938) publiziert in seinem über die *Pteridophyten* geschriebenen Buch mehrere Beschreibungen und Zeichnungen über die Epidermis des Farnblattes.

Von den Arbeiten, die sich mit der Funktion des Farnstomas beschäftigen, sind die von COPELAND (1902), KRAUS (1914), LINDSBAUER (1930) und PORSCH (1905) bedeutender. Von den neuesten Farnepidermis-Untersuchungen sind die Arbeiten von GUPTA und BHARDWAJA (1956), GUPTA (1957) hervorzuheben, die sich bei der anatomischen und systematischen Untersuchung der indischen und amerikanischen *Marsilea* Arten auch auf die Struktur der Epidermis erstrecken. Interessant ist die Untersuchung WAGNERS (1957), der die allopolyploiden und diploiden Formen von *Asplenium ebenoides* auf Grund der Struktur der Epidermis vergleicht.

Gegenwärtig ist die Erforschung der *Psilotinae* und *Filicinae* das Hauptgebiet der zytologischen Untersuchungen: MANTON (1950), MEHRA und SINGH (1956), MEHRA (1956), MEYER (1959), BRITTON (1953) und NINAN (1956). Aus der neuesten Zeit sind in der Literatur keine Arbeiten über die Entwicklung der Epidermis und des Stomas dieser beiden Klassen bekannt. Die ersten Beobachtungen weisen die Schwierigkeiten des Anfangs auf. Viele Beobachtungen sind nicht genügend pünktlich; es wurde nur eine herausgegriffene Art untersucht; Familien wurden nicht verglichen. Die Zeichnungen, die BRITTON und TAYLOR (2), HILDEBRAND (14) und PRANTL (33) bringen, sind schematisch. Aus den spärlichen Untersuchungsdaten geht nicht hervor, ob die Form der Entwicklung des Stomas mit dem Entwicklungsgrad der Familie und der Art im Zusammenhang steht. Bezüglich des Entwicklungsortes des Stomas auf dem Primordium findet man in der Literatur keinen Hinweis. Weder pünktliche Beobachtungen über Zellteilung und Chromosomenbildung, noch photographische Aufnahmen sind bekannt.

Im Laufe unserer Untersuchungen (21, 22, 23) haben wir die Blattepidermis von 110 *Psilotinae* und *Filicinae* — Arten, die Entwicklung des Stomas aber bei 14 Arten beobachtet. Durch diese Untersuchungen wünschen wir zur pünktlichen Kenntnis der Stomaentwicklung der einzelnen Familien und Arten einen Beitrag zu leisten.

Wir wollen auf folgende Fragen eine Antwort erhalten: Widerspiegelt die Ausgestaltung der Epidermis, die Entwicklung des Stomas den Entwicklungsgrad der Familie? Weisen die Stomaentwicklung und die Ausgestaltung der Epidermis von *Psilotinae* und *Filicinae* Verwandtschaft auf? Ist es möglich, die Ausgestaltung des Blattes in den einzelnen Familien auf Grund der Entwicklung der Epidermis zu studieren?

Material und Methode

Das Material stammt teils aus Leningrad, aus dem Glashaus und dem Herbarium des V. L. KOMAROV Botanischen Instituts, teils aus dem botanischen Garten der Szegeider Universität, teils aus unseren eigenen Sammlungen in Polen.

Die Untersuchungen haben wir an folgenden jungen, in Teilung begriffenen Pflanzen durchgeführt:

Psilotaceae: 1. *Tmesipteris tannensis* BERNH. ssp. *elongata* DANG. 2. *Psilotum nudum* (L.) GRISEB. *Ophioglossaceae*: 3. *Botrychium multifidum* (GMEL.) RUPE. 4. *Botrychium lunaria* (L.) SW. *Marattiaceae*: 5. *Marattia salicina* SMITH. *Osmundaceae*: 6. *Osmunda regalis* L. *Schizaeaceae*: 7. *Schizaea dichotoma* (L.) SMITH, 8. *Anemia rotundifolia* SCHRAD. *Gleicheniaceae*: 9. *Stromatopteris moniliformis* METT. *Aspleniaceae*: 10. *Asplenium viride* HUDS.

Durch wiederholte Proben haben wir an Primordien verschiedenen Alters und verschiedener Größe festgestellt, wann sie sich teilen. Bei den Farnen war die intensivste Teilung morgens zwischen 3—5 Uhr zu beobachten. Bei *Psilotum* konnten auch noch nachmittag einzelne Teilungen von Protoderma-Initialen beobachtet werden.

Die jungen, in Teilung begriffenen Blätter wurden in einer Lösung von absolutem Alkohol: Eisessig = Verhältnis 3/2 fünf Minuten lang fixiert. Von den Blattanlagen wurden Häute und Querschnittpräparate fertiggestellt (22). Dann wandten wir die bekannte Chromosomenfärbung mit Karmin-Essigsäure an.

Von den Präparaten machten wir mit Lumipan Mikroskop H I 100/1,25 mit Planachromat Immersions-Objektivlinse Photoaufnahmen. An Aufnahmen von bekannter Vergrößerung bestimmten wir mit CORADI-Planimeter den Flächeninhalt der Zellen. Die Änderung des Flächeninhalts der Zellen stellten wir (von dem Apex des Primordiums oder von dem

Rand angefangen) in einem Graphikon dar. Die Zeichnungen wurden durch Projektion aus dem Mikroskop gefertigt.

Die Untersuchungen werden fortgesetzt. Neuere Familien, und aus einer Familie die Entwicklung des Stomas und die Ausgestaltung der Epidermis werden an mehreren Arten

Ergebnisse

1. *Tmesipteris tannensis* BERNH. ssp. *elongata* DANG.

Abb. 1, Tafel I, Fig. A—C; Tafel IV, Fig. 1, 2, 3, 5, 7

A) Die Entstehung des Blattes Abb. 1.

Mit der Entstehung des *Tmesipteris*-Blattes hat sich BOWER (1935) beschäftigt. Später führte WARDLAW, (1957) in Ermangelung eines in Teilung befindlichen Triebes, den Vergleich zwischen der Entwicklung des *Psilotum*- und des *Tmesipteris*-Blattes auf Grund der Untersuchungen und Zeichnungen von BOWER (3) aus.

Im Laufe unserer Untersuchungen beobachteten wir einen sich kräftig teilenden Trieb. Der Apex, an dem mehrere multizelluläre Ansätze zu beobachten sind, ist ellipsenförmig. Das apikale Meristem ist gut entwickelt und durch die lateralen Blattanlagen etwas geschützt.

Die Feststellungen von BOWER (3) und WARDLAW (45) müssen berichtigt werden. Nach ihren Angaben: „The summit of the primordium in *Tmesipteris*, as seen in a radial longitudinal section, is occupied 'by a single larger cell of a wedge-like or prismatic form' (BOWER), and, unlike *Psilotum*, this apex retains its meristematic properties and potentialities" — behält also der Apex des Primordiums seine meristematischen Eigenschaften und Potentialitäten bei.

In unseren Untersuchungen haben wir die Erfahrung gemacht, daß die Zellen der Oberfläche des multizellulären Ansatzes an dem Apex nach einigen Teilungen ihre meristematische Fähigkeit verlieren.

Der multizelluläre Ansatz kann eine Spitze haben (dann entwickelt sich daraus ein Laubblatt), oder drei Spitzen, wenn zwischen zwei Apizes — im Verhältnis zu der Spitze der Asche des Triebes — zentral ein abgerundeter Ansatz erscheint (daraus entwickelt sich ein Sporophyllum-Trieb). Der multizelluläre Ansatz (auf dem Primordium) verliert während seiner Entwicklung die meristematische Fähigkeit und spielt bei der Ausgestaltung des Blattes keine Rolle.

Ein 0,5—4 mm langes Sporophyll-Primordium funktioniert so wie ein Trieb mit gehemmtem Wachstum. Auf dem „apikalen Meristem" des Sporophyll-Primordiums (an dem multizellulären Ansatz des apikalen Meristems des Triebes) entstehen zwei gleichgroße Ansätze, deren Enden die Teilungsfähigkeit verlieren und zu je einem stachelartigen „Apiculus" werden. Zwischen den beiden Sporophyll-Ansätzen erscheint etwas zentral ein aus dem apikalen Meristem des Triebes stammender sporangialer Ansatz. Das apikale Meristem des so entstandenen Sporophyll-Primordiums bringt den Blattstiel des Sporophylls (Trieb!) und zwei Blätter hervor.

B) Die Entwicklung der Epidermis

Tafel I, Fig. A—C, Abb. 1.

Der Entwicklungsgang der Epidermis, die Veränderung der Größe der Epidermiszellen, der Ort, an dem die Stomata erscheinen, spiegeln klar die Differenzierung des Triebes und des Blattes wider. Wenn man die Entstehung der Epidermis des *Tmesipteris*-Blattes und der des Primordiums des Sporophyll-Triebes untersucht, kann man eine zonale Anordnung beobachten. Diese zonale Anordnung stimmt in vielem damit überein, was schon WARDLAW (43, 46) über die zonale Anordnung des Triebes festgestellt hat.

Für die Determination und die Bestimmung der Charakteristik der einzelnen Entstehungszonen der Epidermis wurden von uns zahlreiche Messungen und Beobachtungen gemacht. Wir haben die Länge und Breite der Zellen, den Flächeninhalt der Zellen, das Verhältnis zwischen Zellkern und Zellinhalt gemessen, haben die Form der Zellen, die Dicke der Zellwand, die Anzahl der in Teilung begriffenen Zellen, den Ort der Entstehung der Schließzelmutterzellen beobachtet. Diese Untersuchungen wurden von dem distalen Gipfel gegen die Basis gerichtet ausgeführt. Die Änderungen in dem Flächeninhalt der Zellen haben wir von dem Apex gegen die Basis graphisch dargestellt. Die Länge des Blattes haben wir in μ auf der Abszisse, den Flächeninhalt der Zellen aber in $\mu^2/10$ Einheiten auf der Ordinate angegeben (S. Textabbildung 1).

Auf Grund dieser zytologischen Studien können an den Primordien des Blattes und des Sporophylls in basipetaler Reihenfolge folgende Zonengegenden bezeichnet werden:

1. Distaler Teil. (Apiculus des Blattes) Die Länge dieser Region beträgt 500—1400 μ . An dem apikalen Meristem des Triebes teilen sich die Zellen der Oberfläche während der Entstehung des multizellularen Ansatzes einigemal mit antiklinalen Wänden, verlieren aber bald ihre meristematische Aktivität, strecken sich, die Wand verdickt sich sekundär, die Zellen vakuolisieren sich. Von dem Gipfel des Apiculus gegen die Basis vermindert sich die Größe der Zellen sukzessiv. Der Apiculus schützt einesteils die unter ihm befindlichen, in Teilung begriffenen Zellen, anderseits das apikale Meristem des Triebes.

2. Subdistaler Teil. Dieser liegt in einem 300—400 μ breiten Streifen unter der distalen Region. Er enthält die Gruppe der embryonalen Initialenzellen. Dieser Teil ist der Mittelpunkt des Meristems. Die hier entstehende Protodermis besteht aus nicht differenzierten, isodiametrischen Zellen mit großem Zellkern. Die Zellen befinden sich in intensiver Teilung. Diese Region entwickelt anfangs auch in distaler Richtung Zellen, später aber nur mehr in proximaler.

3. Der organogenetische Teil befindet sich in einem 300—500 μ breiten Streifen unter der subdistalen Region. In diesem Teil kann man sehen, aus welchen Zellen Schließzelmutterzellen werden, und hier teilen sich diese in zwei Teile und werden zu Schließzellen. Die Protodermiszellen beginnen sich hier schon zu strecken.

4. Für die subapikale Region ist die vertikale Streckung der Epidermiszellen und die kräftige Vergrößerung der Schließzellen charakteristisch. Die Zellwände beginnen sich sekundär zu verdicken, ihre radiale Wand wird wellig.

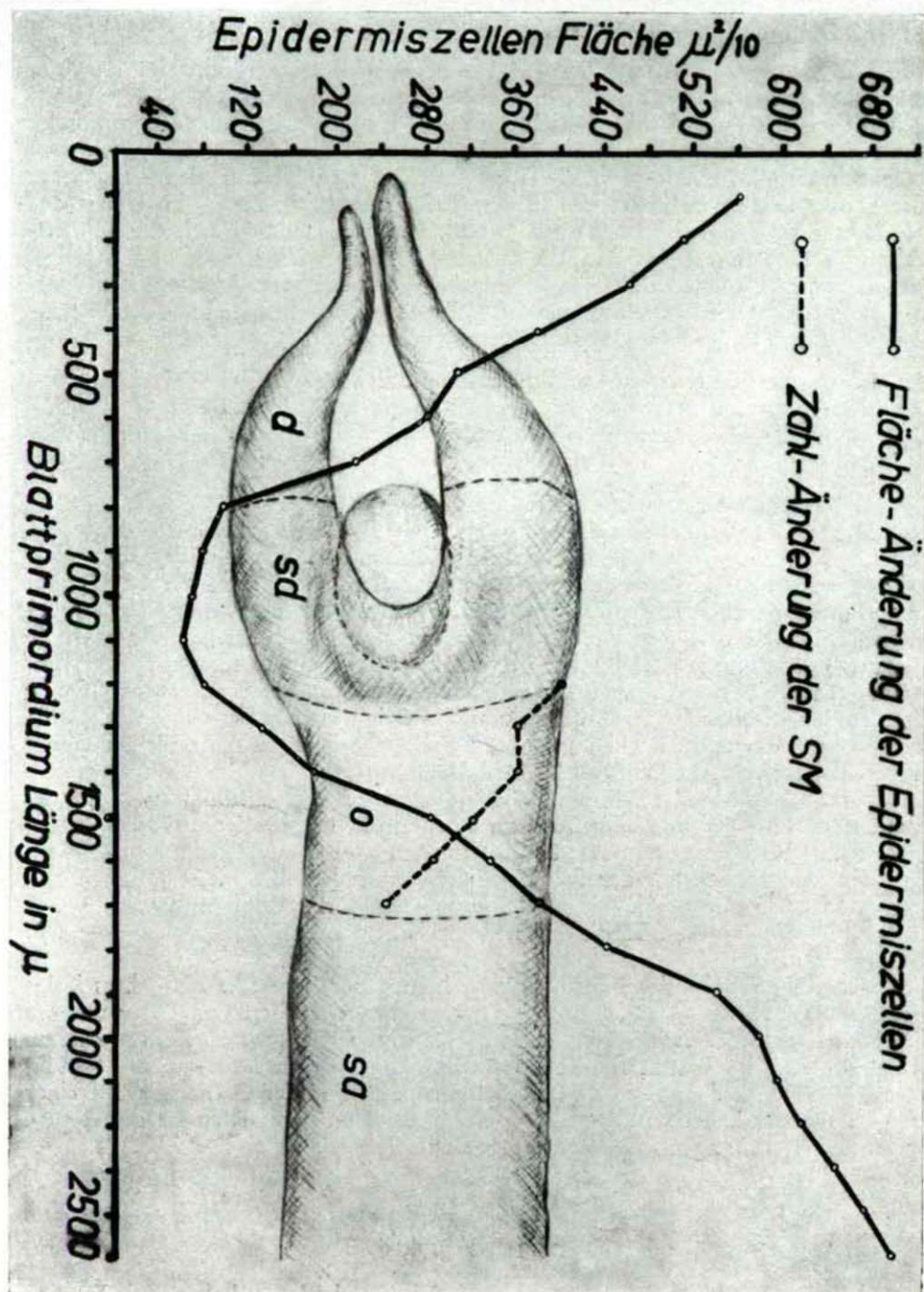


Abb. 1. Diese Regionen können aber zytologisch nicht durch starre, scharfe Grenzen von einander getrennt werden, eine Region geht in die andere über.
 Änderung des Flächeninhalts der Epidermiszellen und der Anzahl der Schließzellmutterzellen (SM) in dem Sporophyll-Primordium von *Tmesipteris* d = distale, sd = subdistale, o = organogenetische, sa = subapikale Region.

nur die Entwicklung des Hautgewebes und der Spaltöffnung des Triebes beobachtet. Die durch das apikale Meristem des Triebes hervorgebrachte Protodermis besteht aus nicht differenzierten, isodiametrischen Zellen mit großem Zellkern (S. Tafel IV, Abb. 6). Die Zellen sind in aktiver Teilung. Diese Region nimmt in 350—420 μ Breite an der Spitze Platz. Länge der Protodermiszellen: 19—24 μ , Breite: 15—22 μ . Der durchschnittliche Flächeninhalt einer Protodermiszelle: 378 μ^2 .

Unter dieser Region befindet sich in einem 280—330 μ breiten Streifen die organogenetische Zone. Hier entstehen die Schließzelmutterzellen und hier teilen sie sich in zwei Schließzellen. Die Entwicklung der Stomata verläuft ähnlich wie bei *Tmesipteris*. Entstehung des Stomas: haplocheil azyklisch.

Struktur der entwickelten Epidermis:

Der *Psilotum*-Trieb ist amphistomatisch. Die Epidermis besteht aus homogen aufgebauten, anisodiametrisch gestreckten, geradwandigen, rechteckförmigen oder zugespitzt rechteckförmigen Zellen.

Die azyklischen Stomata kommen in der Epidermis in einer 6—9 Schließzellen breiten Zone auf einem Niveau mit dem Hautgewebe vor. Länge der Epidermiszellen: 220—490 μ , Breite: 18—44 μ . Länge der Schließzellen: 90—98 μ , Breite: 50—57 μ . Stomaanzahl: 17. Das azyklische Stoma von *Psilotum*, die Form der 6—7 die Schließzellen umgebenden Epidermiszellen sind der von FLORIN (8) und LANG (18) publizierten Spaltöffnung von *Psilophyton princeps* ähnlich.

3. *Botrychium lunaria* (L.) Sw.

Tafel V, Fig. 3.

Mit der Entwicklung des Blattes und der Epidermis von *Botrychium lunaria* und *B. multifidum* beschäftigen wir uns in Ermangelung eines sich teilenden Triebes nicht, wir vergleichen nur die Struktur der entwickelten Epidermis und des Stomas mit dem Hautgewebe von *Psilotum* und *Tmesipteris*.

Blatt amphistomatisch. Die Epidermis besteht aus homogenen, anisodiametrischen, langgestreckten, 4—5-eckigen Zellen. Die Stomata nehmen in der Epidermis gleichmäßig verteilt, etwas vertieft Platz. Die Längsachse der Schließzellen läuft parallel mit dem Blattnerve. Die Stomata sind von azyklischem Typ. Mehrere Zwillingstomata sind zu beobachten. Größte Länge der Epidermiszellen: 120—200 μ , Breite: 38—44 μ . Länge der Schließzellen: 62—68 μ . Gesamtbreite der beiden Schließzellen: 40—52 μ . Stomaanzahl: 45.

4. *Botrychium multifidum* (GMEL) RUPR.

Tafel V, Fig. 1, 2

Die Struktur der Epidermis ist der des Hautgewebes von *B. lunaria* ähnlich. Ein Unterschied ist, daß obere und untere Epidermis von *B. multifidum* voneinander verschieden sind. Die Zellen der Epidermis sind kleiner, die Anzahl der Stomata größer als bei *B. lunaria*. Maße der oberen Epidermis: größte Länge der Epidermiszellen: 60—104 μ , Breite: 34—49 μ . Länge der Schließzellen: 36—40 μ . Stomaanzahl: 4. Maße der unteren Epidermis: größte Länge der Epidermiszellen: 86—116 μ , Breite: 22—30 μ . Länge der Schließzellen:

46—60 μ , Gesamtbreite der beiden Schließzellen: 36—44 μ . Stomaanzahl: 144.

Botrychium lunaria und *B. multifidum* weisen mit ihrem amphistomatischen Blatt, dem azyklischen Stomatyp, der Form der Epidermiszellen und der Größe der Schließzellen Ähnlichkeit mit der Epidermis von *Tmesipteris* und *Psilotum* auf.

5. *Marattia salicina* SMITH

Abb. 2; Tafel II, Fig. 1—5; Tafel V, Fig. 4, 5, 6, 7

Die Entwicklung der Epidermis des Blattes zeigt keine bestimmte zonale Abgrenzung. Am Rand eines 2—20 mm großen Blattprimordiums kann in einer Zellreihen breite die distale Region beobachtet werden. In dieser Region findet man 17 μ lange und 13 μ breite Zellen. Die distale radiale Wand der Zellen ist dicker und der Zellkern liegt in dem proximalen Ende der Zelle. Diese Schicht teilt sich wenig, sie schützt die unter ihr befindlichen meristematischen Zellen. Unter der distalen Region kann man in 5—8 Zellreihen, in 35 μ Breite die Protodermis-Initialen, die subdistale Region beobachten. Die subdistale Region kann von der organogenetischen und der Streckungszone nicht scharf getrennt werden, weil selbst bei einem 20 mm großen Blattprimordium auf der ganzen Oberfläche Teilung, Differenzierung, Schließzellmutterzellbildung zu beobachten ist und sich die Zellen inzwischen auch noch strecken (S. Abb. 2; Tafel II, Fig. 1—5).

Das Blattprimordium bringt im Laufe der auf der ganzen Oberfläche vor sich gehenden Teilung Protodermiszellen, Schließzellmutterzellen und Nebenzellmutterzellen in bestimmter, für die Art charakteristischer Anzahl, Größe und Form hervor; darauf strecken sich die Zellen an der ganzen Oberfläche und gelangen, wenn das Blatt seine endgültige Größe erreicht hat, in das Reifestadium. Bei der Entwicklung der Epidermis von *Marattia salicina* dominiert die zeitliche Zonation über die örtliche.

Entwicklung der Spaltöffnungen (Tafel II, Fig. 1—5): Vor der Entwicklung der Stomata bilden sich charakteristisch geformte und aufgebaute Zellen, die im frühen Stadium den Gasaustausch bewerkstelligen. Wir haben diese in der Literatur unbekannten Zellen mit dem Namen „Gasaustauschblase“ bezeichnet. In Aufsicht sind die Gasaustauschblasen (die äußere tangentielle Wand derselben) 3—5-eckig, an der äußeren tangentialen Wand kann man 4—7 abgerundete Löchelchen (Perforation) mit 0,5—1,5 μ Durchmesser beobachten. Diese Zellen werden gegen das Mesophyllum größer, ei- oder blasenförmig, die Zellwand ist ganz dünn.

Maße der Gasaustauschblasen: in Aufsicht ist die äußere tangentielle Wand: $10 \times 11 \mu$, die innere tangentielle Wand: $26 \times 32 \mu$, Tiefen- (radiales) Maß: 24—28 μ . Diese Zellen versehen den Gasaustausch des eine beträchtliche Größe erreichenden, aber noch keine entwickelten Stomata enthaltenden Primordiums.

Die Entwicklung der Stomata beginnt in dem Protodermisfeld zu beiden Seiten der Blattnerven, dann dehnt sie sich auch auf das Feld zwischen den Blattnerven aus. Von den in Teilung begriffenen Protodermiszellen der organogenetischen Region teilt sich eine Zelle, die Urmutterzelle, durch die Ausbildung einer etwas konkaven Quer-Zellwand in zwei Zellen; aus der distal gelegenen Zelle wird die Schließzellmutterzelle (SM), aus der basal gelegenen die polare Nachbarzellmutterzelle (pNaM) (S. Tafel II, Fig. 1—5). Bei dem

VON FLORIN (8, 9) beschriebenen, syndetoheil entstehenden Stoma teilt sich die Urmutterzelle in drei Zellen: die mittlere ist die Schließzellmutterzelle (SM), die beiden seitlichen aber werden zu lateralen Nachbarzellmutterzellen (l NaM). Bei *Marattia salicina* teilt sich die Udmutterzelle nur in zwei Zellen: die distale SM und die basale pNaM. Deshalb halten wir die Entwicklungsform dieses Stomas für einen Übergangstyp zwischen dem haplocheilen und syndetoheilen, und nennen ihn hemisyndetoheil.

Die Schließzellmutterzellen (SM) ist von 4—5 Nachbarzellmutterzellen (NaM) umgeben. Von diesen werden 2—3 laterale Nachbarzellmutterzellen (l Na M) und zwei polare Nachbarzellmutterzellen (p Na M).

Maße der Stomamutterzellen nach der Entwicklung: SM = $9 \times 12 \mu$, Na M = $13 \times 17 \mu$.

Dann werden die Schließzellmutterzellen (SM) größer, die Nachbarzellmutterzellen beginnen sich parallel mit der Peripherie der SM in laterale Nebenzellen (lN) zu teilen, und werden zu lateralen Kranzzellen (lK), zu polaren Nebenzellen (p N) und polaren Kranzzellen (p K).

Maße der Stoma-Elemente zur Zeit der Teilung der Schließzellmutterzelle (SM): SM = $17 \times 28 \mu$, lN = $5 \times 20 \mu$, lK = $8 \times 20 \mu$, pN = $8 \times 26 \mu$, pK = $9 \times 24 \mu$.

Im folgenden teilen sich die Schließzellmutterzellen (SM) durch eine Längswand in zwei Teile und werden zu Schließzellen (S), dann werden sie größer und drücken die sie umgebenden Neben- und Kranzzellen zusammen.

Die umgebenden Epidermiszellen sind klein, befinden sich in Teilung, und rings um die entwickelten Stomata sind viele im Entstehen begriffene Spaltöffnungen zu beobachten.

Maße der entwickelten (maturen) Epidermis-Elemente (Tafel V, Fig. 6, 7): Länge der Epidermiszellen: 40—65 μ , Breite: 24—35 μ . Länge der Schließzellen: 37—50 μ . Gesamtbreite der Schließzellen: 27—31 μ . Maße der Gasaustauschblasen: $13 \times 27 \mu$, Anzahl: 1. Stomaanzahl: 60.

6. *Osmunda regales* L.

Abb. 2; Tafel II, Fig. A—E; Tafel VI, Fig. 1

Die Entwicklung der Epidermis von *Osmunda r.* ist der des Hautgewebes von *Marattia s.* ähnlich. Am Rand des Blattprimordiums kann man eine 1—2 Zellreihen breite, aus $27 \times 43 \mu$ großen Zellen bestehende distale Region beobachten. Unter der distalen Region teilt sich das Blattprimordium (selbst das 10—15 mm große!) an der ganzen Oberfläche, bringt in für die Art charakteristischer Anzahl, Größe und Gestalt Protodermiszellen, Schließzellmutterzellen (SM) hervor, dann strecken sich die Zellen an der ganzen Oberfläche, wonach sie ins Reifestadium gelangen.

Entwicklung der Stomata (S. Tafel II, A—E). Die Entwicklung der Schließzellmutterzellen ist ähnlich wie bei *Marattia*. Aus dem distalen Ende oder aus einer Ecke der Urmutterzelle entsteht durch Bildung einer konkaven Querwand eine Schließzellmutterzelle (SM). Die basale Zelle der Urmutterzelle wird nach der Teilung zu einer Epidermiszelle. Die entstandene SM wird anfangs von 4—5 Nachbarzellmutterzellen (Na M) umgeben, diese teilen sich senkrecht zum Umfang der Schließzellmutterzelle und werden zu Epidermis-

zellen. So umringen 5—9 Epidermiszellen die entstandenen Schließzellen. Wenn sich nebeneinander Schließzelmutterzellen bilden — was bei *Osmunda regalis* häufig vorkommt — entstehen Zwillingstomata. Die so entstandenen Schließzelmutterzellen (SM) vergrößern sich, dann teilen sie sich durch eine Längs-

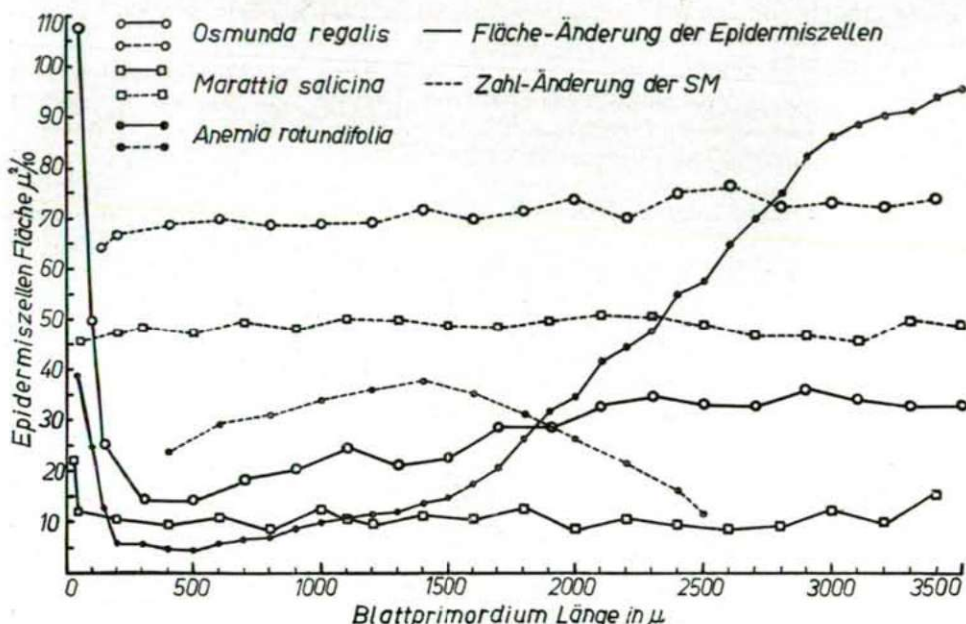


Abb. 2. Änderung des Flächeninhalts der Epidermiszellen und der Anzahl der Schließzelmutterzellen (SM) auf dem Primordium des *Marattia salicina*, *Osmunda regalis* und *Anemia rotundifolia* Blattes, von der Spitze gegen die Basis.

wand in zwei Zellen. Diese Art der Stomabildung nennen wir hemi-syndetochel, da sie durch Teilung der Urmutterzelle geschieht und sich dabei keine Nebenzellen bilden.

Die SM ist nach ihrer Entstehung 15μ lang, 13μ breit. Vor der Teilung beträgt die Länge der SM 29μ , ihre Breite 23μ . Stomaanzahl eines Primordiums von 14 mm : an der Spitze des Blattes: 11, in der Mitte des Blattes: 27, an der Basis des Blattes: 40.

Maße der Elemente der entwickelten Epidermis: Maße der ober und unter den Blattnerven befindlichen prosenchymatischen Stereiden: $22 \times 650 \mu$. Länge der Schließzellen: $44\text{—}63 \mu$. Stomaanzahl: 126. Anzahl der Zwillingstomata: 8. Gesamtbreite der beiden Schließzellen: $42\text{—}56 \mu$.

7. *Schizaea dichotoma* (L.) SMITH Tafel I, Fig. a—f; Tafel VII, Fig. 1, 2, 4

In der Entwicklung der Epidermis kann man eine zonale Anordnung beobachten. Die distale Region ist merismatisch; sie nimmt an der Spitze des

Primordiums und an dessen beiden Seiten in einer Zellreihe Platz. Die subdistale Region nimmt an der Spitze 4—5, an den beiden Seiten des Primordiums 3—8 Zellbreiten ein. Diese Region ist das Zentrum der Teilung. Der Spitzenteil, das apikale Meristem, sichert das Längswachstum des Blattes und bringt das marginale Meristem, sowie die Initialen der Stomatoriusleiste hervor. Das apikale Meristem teilt sich durch auf die Längsachse senkrechte Wände, das marginale Meristem durch fast parallele Wände.

In der organogenetischen Region differenzieren sich die in Form und Funktion verschiedenen, sich aus der Oberfläche der Protodermis hervorhebenden, einreihigen, meristematischen Stomatoriusleisten-Initialen. Hier gestalten sich die Schließzellmutterzellen (SM) und die polaren Nebenzellmutterzellen aus. Die subdistale und die organogenetische Region bilden einen Übergang ineinander. In der subapikalen Region strecken sich dann die Zellen stark, worauf sie in die Reifephase kommen.

Die Entwicklung des Stomas (S. Tafel I, Abb. a—f). Die Urmutterzellen der Stomatoriusleiste teilen sich in der organogenetischen Region durch Bildung einer halbkreisförmigen Zellwand. Aus dem distalen und dem äußeren tangentialen Teil der Urmutterzelle wird eine Schließzellmutterzelle (SM), aus dem basalen Teil aber eine polare Nebenzellmutterzelle (pNM). Die Schließzellmutterzellen heben sich aus der Stomatoriusleiste hervor, werden dann beträchtlich größer, lösen die Wand der unter ihnen befindlichen Nebenzellen, und teilen sich schließlich durch eine Längswand in zwei Zellen. Die Entstehung des Stomas ist also hemisyndetoheil diazyklisch, da sich an die beiden Pole der Schließzellen je eine Nebenzelle anschließt.

Maße der entwickelten Epidermis-Elemente: Länge der Schließzellen: 78—86 μ . Gesamtbreite der beiden Schließzellen: 66—74 μ . Entfernung der Stomata von einander: 50—124 μ . Stomaanzahl: 11.

8. *Anemia rotundifolia* SCHRAD.

Abb. 2, Tafel I, Fig. 1—6; Tafel VI, 2, 4, 6

Die Entwicklung der Epidermis zeigt zonale Abgrenzung. Die distale Region nimmt in einem 20—35 μ breiten Streifen an dem Rand des Primordiums Platz. Die Randzellen sind 3—4 Zellreihen breit, ihre Form ist ein zu den Blattnerven senkrechtes Rechteck, oder zugespitztes Rechteck. Länge der Zellen: 25—48 μ , Breite: 8—11 μ . Das Plasma der Zellen ist vakuolisiert und enthält kein Chloroplast. Diese Region verliert am Anfang ihrer Entstehung ihre meristematische Fähigkeit, sie sichert den Schutz der unter ihr befindlichen subdistalen Region.

Die subdistale Zone ist 160—200 μ breit, ist aber von der organogenetischen Region nicht scharf abgrenzbar. Sie besteht aus 4—6-eckigen, meristematischen Zellen mit großem Zellkern. Maße der Zellen: 7×7,5 μ . Die organogenetische Region nimmt in einem 1900—2800 μ breiten Streifen unter der subdistalen Zone Platz. Die Protodermiszellen teilen sich (es entstehen neue Protodermiszellen) und organisieren sich. (Die Spaltöffnungen entwickeln sich hier.) Maße der Zellen: 9,5×11 μ .

In der submarginalen Region strecken sich die Zellen, die Chloroplasten werden größer, die Zellkerne färben sich homogen, die radialen Wände der

Zellen werden wellig. In der Zone der Reife nehmen die Zellen ihre endgültige Form an.

Die Entstehung der Stomata geschieht in einem 1900—2800 μ breiten Streifen. An der äußeren tangentialen Wand der Urmutterzellen erscheint zentral, aber näher zu dem distalen Ende der Urmutterzelle, ein kugelartiger Ansatz. Dieser, im Anfang linsen-, später kegelförmige Ansatz wird zur Schließzellmutterzelle (SM), die die SM umgebende, basal gelegene, im Anfang eingebeulte, später ringförmige Zelle wird die Nebenzellmutterzelle (NM) (S. Tafel I, 1—4). Den pünktlichen Verlauf der Entstehung des Stomas erkennen wir durch die Untersuchung der Querschnitte. Bei einigen Protodermiszellen baucht sich die äußere tangential Wand aus, der zentral gelegene Zellkern teilt sich beinahe senkrecht zur Blattspreite (in 30—45° Winkel) entzwei. Die Zellwand gestaltet sich gegen das Innere der Zelle als Halbkugel oder in Form eines Kegels (S. Tafel I, Abb. 2). Die obere Zelle ist die Schließzellmutterzelle (SM), die untere die Nebenzellmutterzelle (NM). Die kegelförmige SM erreicht mit dem Scheitel das Kegels — gegen das Mesophyllum gewendet — die innere tangential Wand der Nebenzellmutterzelle (NM), und an dem Ort der Berührung löst sich die Zellwand auf; so entsteht an der Nebenzellmutterzelle in Aufsicht ein rundes Loch. Danach ergößern sich die Zellen, die Schließzellmutterzelle teilt sich durch eine Längswand entzwei, es entstehen zentral die zwei Schließzellen (S) und die dieselben vollständig umgebende, sich aus der Oberfläche hervorhebende ringförmige Nebenzelle (N). Diesen Typ der Stomabildung nennen wir syndetoheil, da die Schließzellen (S) und die Nebenzelle (N) von einer Zelle abstammen.

Das Stoma ist hinsichtlich der Struktur unizyklisch, da die Schließzellen von einer Nebenzelle umgeben sind. Diese Art und dieser Typ der Entstehung des Stomas kann aus dem hemisyndetoheil monozyklischen Typ abgeleitet werden. HILDEBRAND (14) hat bei der Entwicklung des Stomas von *Anemia fraxinifolia* ähnliche Beobachtungen gemacht.

Maße der das Blattprimordium von *Anemia rotundifolia* bildenden Zellen: Länge der sich teilenden SM: 14 μ , Breite: 13 μ . Nach der Teilung Länge von S: 14 μ , Gesamtbreite der beiden Schließzellen (S): 16 μ . Länge der reifen S: 26 μ , Breite: 22 μ . SM-Anzahl: 20—58, S-Anzahl: 18—36.

9. *Stromatopteris moniliformis* METT.

Tafel III, Fig. a—e; Tafel VI, Fig. 5, 7; Tafel VII, Fig. 5.

Die Entstehung der Fieder: In der organogenetischen Region des apikalen Meristems des Blattstiel-Primordiums erscheinen in dorsaler Lage in 900—1200 μ Entfernung von der Spitze 2 aus 8—9 Zellen bestehende, 64 μ hohe Ansätze. Am Scheitel des Ansatzes kann man eine große, prismenförmige Zelle beobachten. Das so entstandene Blattspreiten-Primordium streckt sich in der Richtung des Scheitels, später entwickelt es sich durch die Teilung des marginalen Meristems in Halbkreisform.

Die Entwicklung der Blattepidermis zeigt eine zonale Konstruktion. Die distale Region besteht aus einer Reihe 25 \times 38 μ größer, meristematischer Zellen. Die subdistale Region befindet sich in einem halbkreisförmigen Streifen unter dem Rand des Blattes. In jüngerem Alter ist sie 200—160 μ breit, mit der

Entwicklung des Blattes vermindert sich die Breite und beträgt 80—55 μ . Diese Region ist der Mittelpunkt des Meristems. In der organogenetischen Region (in 900—200 μ Breite) bilden sich die Stomata in Reihen. Die organogenetische Region vermindert sich ebenfalls mit dem Wachsen des Blattes von der Basis gegen den Rand. In der submarginalen Zone vergrößern sich die Zellen, die radiale Wand der Zellen wird wellig. Diese Region nimmt mit der Entwicklung des Blattes sukzessive zu.

Die Entwicklung des Stomas geschieht in der organogenetischen Zone. Das distale Ende der Urmutterzelle oder eine Ecke teilt sich durch Bildung einer konkaven Zellwand. Die distale, etwas hervorragende abgerundete Zelle ist die Schließzelmutterzelle (SM), die hufeisenförmige basale Zelle wird die polare Nebenzelmutterzelle (pNM). Die Schließzelmutterzelle teilt sich durch eine Längswand und wird zu Schließzellen (S. Tafel III, Abb. a—e). Diese Entwicklung des Stomas nennen wir hemisyndetoheil, weil die Schließzelmutterzelle (SM) und die basale polare Nebenzelmutterzelle (pNM) von einer gemeinsamen Zelle abstammen. Die Struktur des Stomas ist diazyklisch (selten monozyklisch), da sich dem Ende der Schließzellen zwei polare Nebenzellen anfügen. Die Nebenzellen sind von den übrigen Epidermiszellen kaum verschieden. Maße der entwickelten SM: Breite: 20 μ , Länge: 16 μ . Maße der sich teilenden SM: Breite: 37 μ , Länge: 39 μ . Maße des reifen Stomas: Länge der Schließzellen: 68—81 μ , Gesamtbreite der beiden Schließzellen: 64—71 μ . Länge der Spaltöffnung: 24—29 μ . Stomaanzahl: 73.

10. *Asplenium viride* HUDS.

Tafel III, Fig. 1—6; Tafel VII, Fig. 3

Die Entwicklung der Blattepidermis von *Asplenium viride* zeigt eine zonale Gliederung. Am Rande des Blattprimordiums befindet sich in 160—70 μ Breite die distale und subdistale Region. Die beiden Regionen können nicht scharf getrennt werden; beide sind meristematisch. Diese Regionen bestehen aus polygonalen Zellen mit großem Zellkern. Die subdistale Region ist im Anfang groß, vermindert sich aber stufenweise mit der Entwicklung des Blattes.

Unter der subdistalen Region, parallel mit dem Blattrand, nimmt in einem 700—250 μ breiten Streifen die organogenetische Region Platz. Hier entwickeln sich die Stomata, und hier erscheinen die Chloroplasten. Die organogenetische Region ist groß, wird aber mit der Entwicklung des Blattes sukzessive kleiner.

Die Streckungs- und Reifezone der Epidermis zeigt mit der Entwicklung des Blattes progressive Größe.

Die Entwicklung des Stomas geht in der organogenetischen Zone vor sich. Das distale Ende oder eine Ecke der Urmutterzelle wird durch Bildung einer konkaven Zellwand zur Schließzelmutterzelle (SM), das basale Ende der Urmutterzelle bleibt größer und daraus entsteht die polare Nebenzelmutterzelle. Die Schließzelmutterzelle (SM) vergrößert sich, dann teilt sie sich durch eine Längswand in zwei Schließzellen (S). Die hufeisenförmige polare Nebenzelmutterzelle (pNM) wird unmittelbar zu einer Nebenzelle (pN), oder teilt sie sich durch eine hufeisenförmige Zellwand entzwei und wird so zu einer polaren Nebenzelle (pN) und einer polaren Kranzzele (pK).

Maße der SM zur Zeit der Entwicklung: $7.5 \times 8 \mu$. Länge der sich teilenden SM: 15μ , Breite: 11μ . Länge der reifen Schließzelle: 54μ , Gesamtbreite der beiden Schließzellen: 28μ . Stomaanzahl: 72.

Diskussion und allgemeine Folgerungen

Die Entwicklung der untersuchten *Psilotinae*- und *Filicinae*-Blätter geht in ähnlicher Weise vor sich. An dem Meristem des apikalen Triebes erscheint ein multizellulärer Ansatz, das Blattprimordium, daraus entwickelt sich das Blatt. Der Ort des Erscheinens dieses Ansatzes, seine Form, Größe, Zellenanzahl, die dominierende Richtung seiner meristematischen Aktivität sind für die Art charakteristisch.

Die Entwicklung der Epidermis der 10 untersuchten Arten zeigt eine in Raum und Zeit zonale Gliederung. Die von WARDLAW (43) für die Organisation des Triebes festgestellten Regionen sind auch für die Entwicklung des *Tmesipteris*- und *Filicinae*-Blattes gültig. Die ähnliche Ontogenese des *Psilotinae*- und *Filicinae*-Triebes und Blattes weist auf den Ursprung des *Psilotinae* und *Filicinae* Blatttriebes hin.

Die Entwicklung der Epidermis zeigt auch sehr gut die Organisation des Mesophylls. Die distale Region des Blattprimordiums der untersuchten Arten ist von verschiedener Größe, Form und meristematischer Aktivität. Die distale Zone von *Tmesipteris* und *Anemia* verliert nach der Entstehung des multizellulären Ansatzes sukzessive die meristematische Fähigkeit.

In der distalen Region von *Osmunda regalis* und *Marattia salicina* können ebenfalls wenige Teilungen beobachtet werden, die Teilung in transversaler Richtung dominiert. Die distale Region von *Schizaea*, *Stromatopteris* und *Asplenium* besitzt meristematische Fähigkeit. Die distale Region von *Tmesipteris* ist groß, $500-1400 \mu$, die der *Filicinae* 1—4 Zellreihen breit.

Die Größe des subdistalen Teiles ist im Anfang progressiv, wird später mit dem Wachsen des Blattprimordiums regressiv. Diese Region ist der Mittelpunkt des Meristems. Größe, Form, Aktivität, Größe und Form der Zellen der subdistalen Region sind für Art und Familie charakteristisch. Die subdistale Region kann von der organogenetischen Zone nicht scharf abgegrenzt werden. Bei *Marattia* und *Osmunda* teilt und organisiert sich die Epidermis auf der ganzen Oberfläche des Blattprimordiums.

In der organogenetischen Zone entstehen die Stomata, formen sich die Chloroplasten, und hier beginnt die Streckung der Zellen, das Übergehen des Zellkerns in den Ruhezustand.

In der Streckungs- und Reifezone erreichen die Epidermiszellen die für die Art charakteristische Größe und Form. In der subdistalen Region, in der Größe der Initialenzellen ist die endgültige Größe der Epidermiszellen gegeben. Aus den kleineren Protodermiszellen werden kleinere, aus den größeren Protodermiszellen aber größere Epidermiszellen.

Außer der Art und Weise der Entstehung der Epidermis zeigt am besten die Entwicklung des Stomas die Entwicklungsstufe und Differenziertheit der Familie und der Art. Die Stomata der *Psilotinae* sind haplocheiler Entstehung. Die Stomata der *Filicinae* entstehen im allgemeinen hemisindetoheiler, es kommt aber auch der syndetoheiler Typ vor. Die Schließzellmutterzelle von *Filicinae*

entsteht aus dem distalen Ende Urmutterzelle. Die Stomastruktur der *Filicinae* kann azyklisch (*Ophioglossum*, *Botrychium*, *Osmunda*), monozyklisch (*Botrychium*, *Stromatopteris*, *Asplenium*), diazyklisch (*Schizaea*), unizyklisch (*Aneimia*) und amphizyklisch (*Marattia*) sein.

Die einzelnen Stomastrukturen können von dem hemisyndetoheil azyklischen Typ abgeleitet werden. Von den *Eusporangiatae* hat *Marattia* die am meisten differenzierten Stomata (hemisyndetoheil amphizyklisch). Die Entwicklung der Schließzellmutterzelle zeigt bei *Osmunda* und *Marattia* Ähnlichkeit. Zwischen der Entstehung und dem Aufbau des Stomas von *Psilotinae* und *Filicinae* besteht eine qualitative Änderung.

Zusammenfassung

Die Morphogenese der Blattepidermis zweier *Psilotinae*- und 8 *Filicinae*-Arten stand zur Untersuchung. Die Entwicklung der Epidermis von *Psilotinae* und *Filicinae* zeigt einen ähnlichen zonalen Charakter. In der Entwicklung der Epidermis können folgende Zonen beobachtet werden: 1. Distaler Teil, der sich am Rand oder an der Spitze des Blattprimordiums befindet und meristematischen oder ameristematischen Charakters sein kann. 2. Subdistale Region, der Mittelpunkt des Meristems. 3. Organogenetischer Teil, in welchem sich die Epidermiszellen differenzieren. 4. In der subapikalen oder submarginalen Zone strecken sich die Zellen und differenzieren sich weiter. 4. In der Reifezone bekommt die Epidermis die für die Art charakteristische Form und Struktur. Die Entwicklung des Hautgewebes von *Marattia* und *Osmunda* weist Verwandtschaft auf. Die Entstehung des *Psilotinae*-Stomas ist haplocheil, die des *Filicinae*-Stomas hemisyndetoheil und syndetoheil.

Literatur

- (1) BRITTON, D. M.: Chromosome studies on Ferns. Amer. J. Bot. 40, 575—583 (1953)
- (2) BRITTON, E. G. & TAYLOR, A.: Life History of *Schizaea pusilla*. Bull. Torr. Bot. Cl. Lancaster, 28, 1—19 (1901)
- (3) BOWER, F. O.: Primitive Land Plants, also known as the Archegoniatae. London, (1935)
- (4) CHRIST, H. & GIESENHAGEN, K.: Pteridographische Notizen. I. Archangiopteris nov. gen. Marattiacearum. Flora, Marburg, 86, 72—79 (1899)
- (5) COPELAND, E. B.: Mechanism of Stomata. Ann. of Bot. London, 16, 327—364 (1902)
- (6) COPELAND, E. B.: Genera Filicum. Waltham, Mass., U. S. A. (1947)
- (7) DANGEARD, P. A. Memoire sur la morphologie et l'anatomie des Tmesipteris. Le Botan. Paris, 2, 163—222 (1890—1891)
- (8) FLORIN, R.: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Ser. 3, Stockholm (1931)
- (9) FLORIN, R.: Studien über die Cycadales des Mesozoikums. Nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. Stockholm (1933)
- (10) GIESENHAGEN, K.: Die FarnGattung *Nipholobolus*. Jena, (1901)
- (11) GREGUSS, P.: The leaf epidermis of the Cycadales. Acta Biol. Szeged, 3, 151—164 (1957)
- (12) GUPTA, K. M. & BHARDWAJ, T. N.: Indian Marsileas: their morphology and systematics. I. *Marsilea aegyptica* Willd. with remarks on the present systematic position of Indian species. Jour. Bombay Nat. Hist. Soc. 53, 423—444 (1956)
- (13) GUPTA, K. M.: Some American species of *Marsilea* with special reference to their epidermal and soral characters. Madrono, 14, 113—127 (1957)
- (14) HILDEBRAND, F.: Über die Entwicklung der Farnkrautspaltöffnungen. Bot. Ztg. Leipzig, 24, 245—251 (1866)

- (15) HOLTUM, R. E.: Morphology, growth-habit, and classification in the family Gleicheniaceae. *Phytomorphology*, 7, 168—184 (1957)
- (16) KAWASAKI, T.: Studies on the sexual generation of ferns. *Journ. Jap. Bot.* 34, 86—90 (1959)
- (17) KRAUS, F.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Pteridophyten-Spaltöffnungen. *Jahresber. bish. Knabenseminars in Graz*, (1913—1914)
- (18) LANG, W. H.: On the spines, sporangia and spores of *Psilophyton princeps*, Dawson, shown in specimens from Gaspe. *Phil. Trans. Roy. Soc. of London*, (1931)
- (19) LINSBAUER, K.: Die Epidermis. In *Handbuch der Pflanzen-Anatomie*. Gebr. Bornträger, Berlin, (1930)
- (20) MANTON, I.: *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*. Cambridge, (1950)
- (21) MARÓTI, I.: Untersuchung der Epidermis von Pteropsida-Blatt mit besonderer Rücksicht auf die einheimischen Arten. *Acta Biol. Szeged*, 4, 157—163 (1958)
- (22) MARÓTI, I.: A páfránylevelé szöveti szerkezetének vizsgálata különös tekintettel az epidermisre. (Doktori értekezés) — Die anatomische Untersuchung des Farnblattes, insbesondere auf der Epidermis. *Inaug. Diss. Naturw. Fak. Univ. Szeged*, (1959)
- (23) MARÓTI, I.: Histologische Untersuchungen der Marattiaceae-Blätter mit besonderem Hinblick auf die Epidermis. *Acta Biol. Szeged*, 6, 71—89 (1960)
- (24) MEHRA, P. N. & SINGH, G.: Cytology of Indian Gleicheniaceae. *Curr. Sci.* 25, 168 (1956)
- (25) MEHRA, P. N.: Cytology of Hymenophyllaceae. *J. Genet.* 55, 379—393 (1956)
- (26) MEYER, D. E.: Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas. 72, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* (1959)
- (27) MOMOSE, S.: Studies on the Gametophyte of Ferns. On the characteristics of spores of Ferns and their systematic merits. *Bot. Inst. Faculty of Science, Tokyo Imp. Univ.* 23, 664—670 (1941)
- (28) NINAN, C. A.: Cytology of the Ophioglossaceae. *Curr. Sci.* 25, 161—162 (1956)
- (29) NISHIDA, M.: Studies on the Systematic Position and Constitution of Pteridophyta. 10. A Further Investigation on the Vascular Dichotomy in the Phyllophore of Ophioglossales, with Special References to Phylogeny. *Jour. Coll. of Arts and Sci Chiba Univ.* 1, 179—211 (1957)
- (30) OGURA, Y.: *Anatomia der Vegetationsorgane der Pteridophyten*. Gebr. Bornträger, Berlin, (1938)
- (31) OUDEMANS, M.: Sur l'origine des stomates de quelques espèces d'Aneimia. *Bull. Congr. internat. de Bot. Hort. Amsterdam*, (1866)
- (32) PORSCH, O.: Der Spaltöffnungsapparat im Licht der Phylogenie. Ein Beitrag zur „phylogenetischen Pflanzenhistologie“. *Jena*, (1905)
- (33) PRANTL, K.: Vorläufige Mitteilung über die Morphologie, Anatomie und Systematik der Schizaeaceen. *Bot. Jahrb., Leipzig*, 2, 297—303 (1882)
- (34) POTONIÉ, H.: Die Beziehung zwischen dem Spaltöffnungssystem und dem Skelettgewebe (stereom) bei den Wedelstielen der Farnkräuter (Filicineen). *Naturw. Wochenschr.* 6, 441—444 (1891)
- (35) RAUTER, S.: Entwicklung der Spaltöffnungen von Aneimia und Niphobolus. *Mitt. Naturw. Verein f. Steiermark*, 2, (1870)
- (36) RICHTER, A.: Eine neue Schizaea aus Borneo (Schizaea Hallieri) und die physiologisch-taxonomische Anatomie ihrer Stammesgenossen. *Med. van Rijks Herb. Leiden*, (1916)
- (37) SADEBECK, R.: Pteridophyta, In Engler, A. — Prantl, K.: *Die nat. Pflanzenfam.*, Leipzig, (1898)
- (38) STRASBURGER, E.: Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 5, 297—342 (1867)
- (39) TRYON, A. F.: Cytotaxonomic studies on the fern genus Pellaea. *Evolution*, U. S. A. 12, 137—145 (1958)
- (40) VETTER, L.: Untersuchungen am Vegetationskegel von *Psilotum triquetrum* (Sw.). *Inaug. Diss. Univ. Tübingen*, 1—26 (1951)
- (41) WAGNER, W. H.: Spontaneous production of a morphologically distinct, fertile allopolyploid by a sterile diploid of *Asplenium ebenoides*. *Bull. Torrey Club*, 84, 79—89 (1957)
- (42) WARDLAW, C. W.: Experimental and Analytical Studies of Pteridophytes. XXXIV. On the Shoot Apex of the Bird's Nest Fern, *Asplenium nidus* L. *Ann. Bot. Oxford*, 20, 363—374 (1956)

- (43) WARDLAW, C. W.: On the organization and reactivity of the shoot apex in vascular plants. *American J. Bot.* 44, 176—185 (1957)
- (44) WARDLAW, C. W.: Experimental and Analytical Studies of Pteridophytes. XXXV. The Effects of Direct Applications of Various Substances to the Shoot Apex of *Dryopteris autriaca* (D. aristata). *Ann. Bot. Oxford*, 21, 85—119 (1957)
- (45) WARDLAW, C. W.: Experimental and Analytical Studies of Pteridophytes. XXXVII. A Note on the Inception of Microphylls and Macrophylls. *Ann. Bot. Oxford*, 21, 427—437 (1957)
- (46) WARDLAW, C. W.: Reflections on the unity of the embryonic tissues in ferns. *Phytomorphology*, 8, 323—327 (1959)
- (47) ZIMMERMANN, W.: Die Spaltöffnungen der Psilophyta und Psilotales. *Zeitschr. f. Bot.* 19, 129—170 (1927)

Tafelerklärung

Tafel I

- Fig. A—C *Tmesipteris tannensis* BERNH. ssp. *elongata* DANG. Entwicklung des Stomas
- Fig. 1—6 *Anemia rotundifolia* SCHRAD. Stomaentwicklung SM=Schließzelmutterzelle, NM=Nebenzelmutterzelle, S=Schließzelle, N=Nebenzelle, E=Epidermiszelle, a=Atemhöhle. Das Maß der Vergrößerung ist neben den Zeichnungen angegeben. Eine Einteilung entspricht 10 μ .
- Fig. a—f *Schizaea dichotoma* (L.) SMITH. Stomaentwicklung in Aufsicht, Längs- und Querschnitt, Si=Stomatoliusleisten Initiale, pN=polare Nebenzelle

Tafel II

- Fig. 1—5 *Marattia salicina* SMITH. Stomaentwicklung in Aufsicht. l NaM=laterale Nachbarzelmutterzelle, pNaM=polare Nachbarzelmutterzelle, lN=laterale Nebenzelle, pN=polare Nebenzelle, lK=laterale Kranzzelle, pK=polare Kranzzelle
- Fig. A—E *Osmunda regalis* L. Stomaentwicklung in Aufsicht

Tafel III

- Fig. 1 *Asplenium viride* HUDS. Stück einer jungen, in Teilung begriffenen Epidermis. d=distale Region, sd=subdistale Region, o=organogenetische Region, sm=submarginale Region
- Fig. 2—6 *Asplenium viride* HUDS. Stomaentwicklung
- Fig. a—e *Stromatopteris moniliformis* METT. Stomaentwicklung

Tafel IV

- Fig. 1—2 *Tmesipteris tannensis* BERNH. ssp. *elongata* DANG. Untere Epidermis 100/1, bzw. 200/1
- Fig. 3, 5 *Tmesipteris tannensis* BERNH. ssp. *elongata* DANG. Querschnitt des Blattes 35/1, bzw. 80/1
- Fig. 7 *Tmesipteris tannensis* BERNH. ssp. *elongata* DANG. Querschnitt der äußeren tangentialen Wand der Epidermiszelle 1000/1
- Fig. 4, 6 *Psilotum nudum* (L.) GRISEB. In Teilung befindliche Protodermiszellen 2000/1
- Fig. 8 *Psilotum nudum* (L.) GRISEB. Untere Epidermis 200/1

Tafel V

- Fig. 1, 2 *Botrychium multifidum* (GMEL.) RUPR. untere Epidermis 60/1, bzw. 150/1
- Fig. 3 *Botrychium lunaria* (L.) SW. untere Epidermis 150/1
- Fig. 4, 5 *Marattia salicina* SMITH. In Teilung befindliche Protodermis 1000/1
- Fig. 6, 7 *Marattia salicina* SMITH. untere Epidermis 200/1, bzw. 1000/1

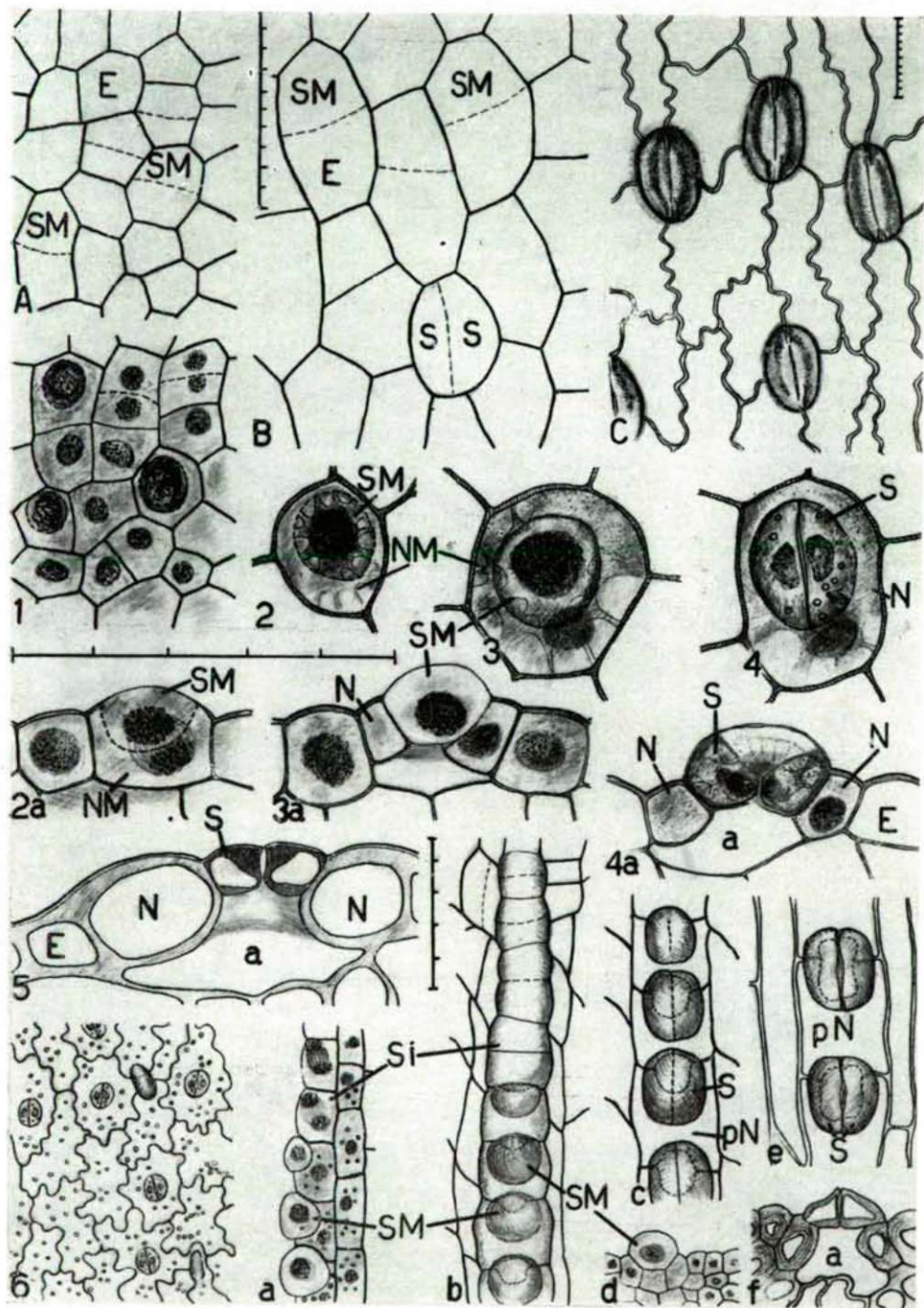
Tafel VI

- Fig. 1 *Osmunda regalis* L. Untere Epidermis 100/1
Fig. 2 *Anemia rotundifolia* SCHRAD. Untere Protodermis 1000/1
Fig. 3 *Schizaea dichotoma* (L.) SMITH Untere Epidermis 60/1
Fig. 4, 6 *Anemia rotundifolia* SCHRAD. Querschnitt des Blatt-Primordiums und Epidermis 2000/1, bzw. 120/1
Fig. 5, 7 *Stromatopteris moniliformis* METT. Untere Epidermis 180/1, bzw. 90/1

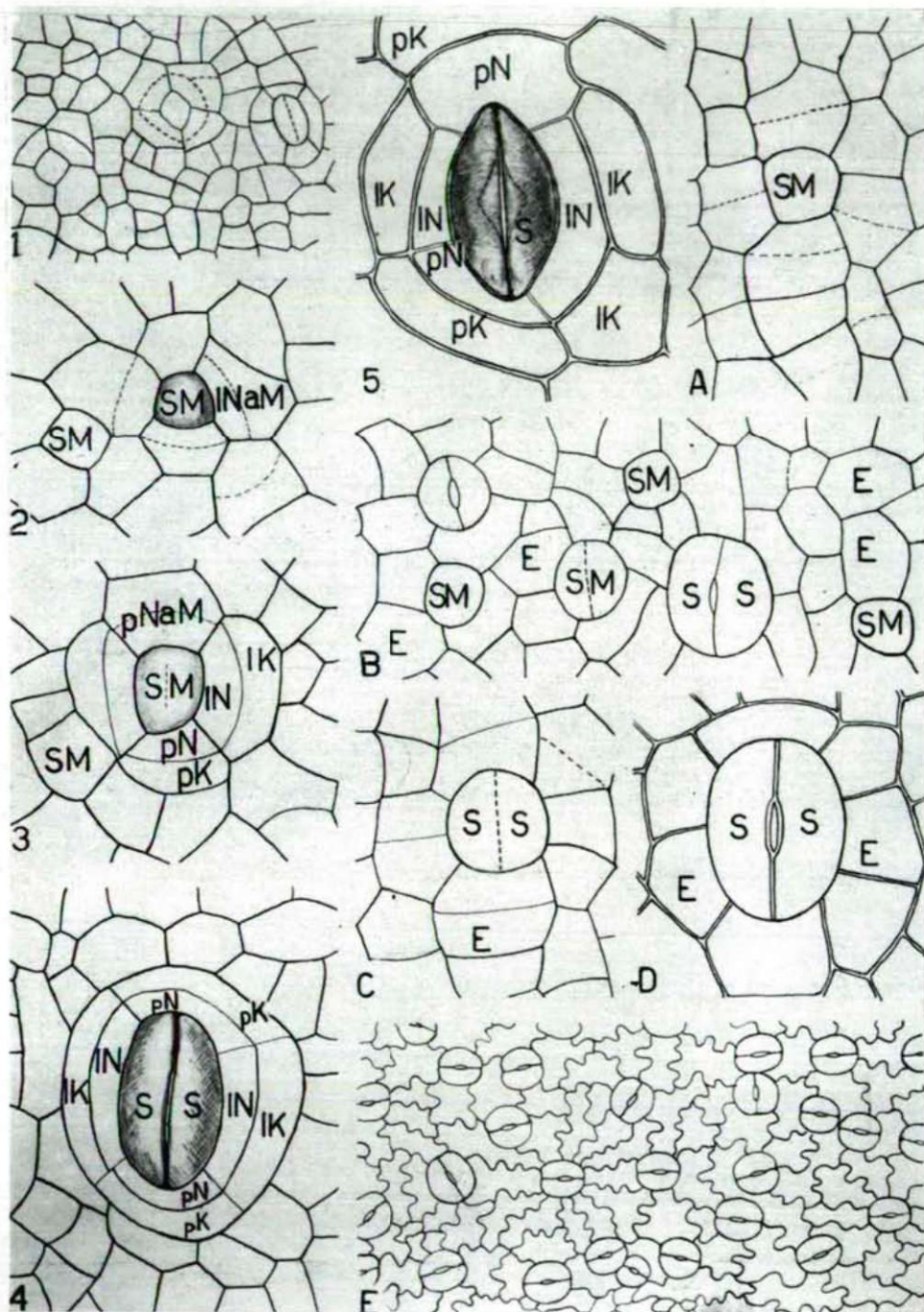
Tafel VII

- Fig. 1, 2 *Schizaea dichotoma* (L.) SMITH. Sich teilende Blattspitze und Epidermis 300/1, bzw. 150/1
Fig. 3 *Asplenium viride* HUDS. Sich teilende Protodermis 1800/1
Fig. 4 *Schizaea dichotoma* (L.) SMITH, Stomaquerschnitt 300/1
Fig. 5 *Stromatopteris moniliformis* METT. Stomaquerschnitt 500/1

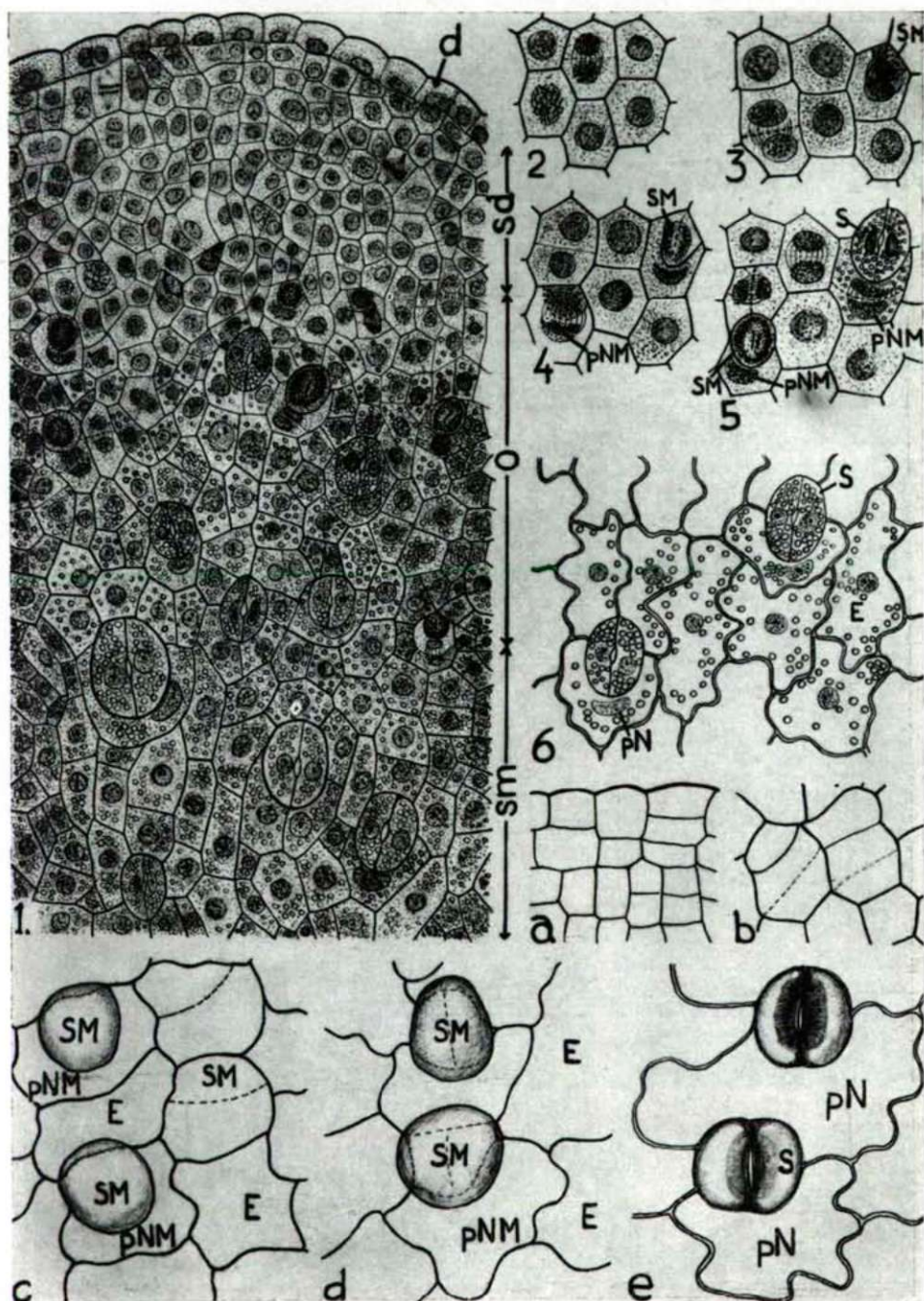
Tafel I.



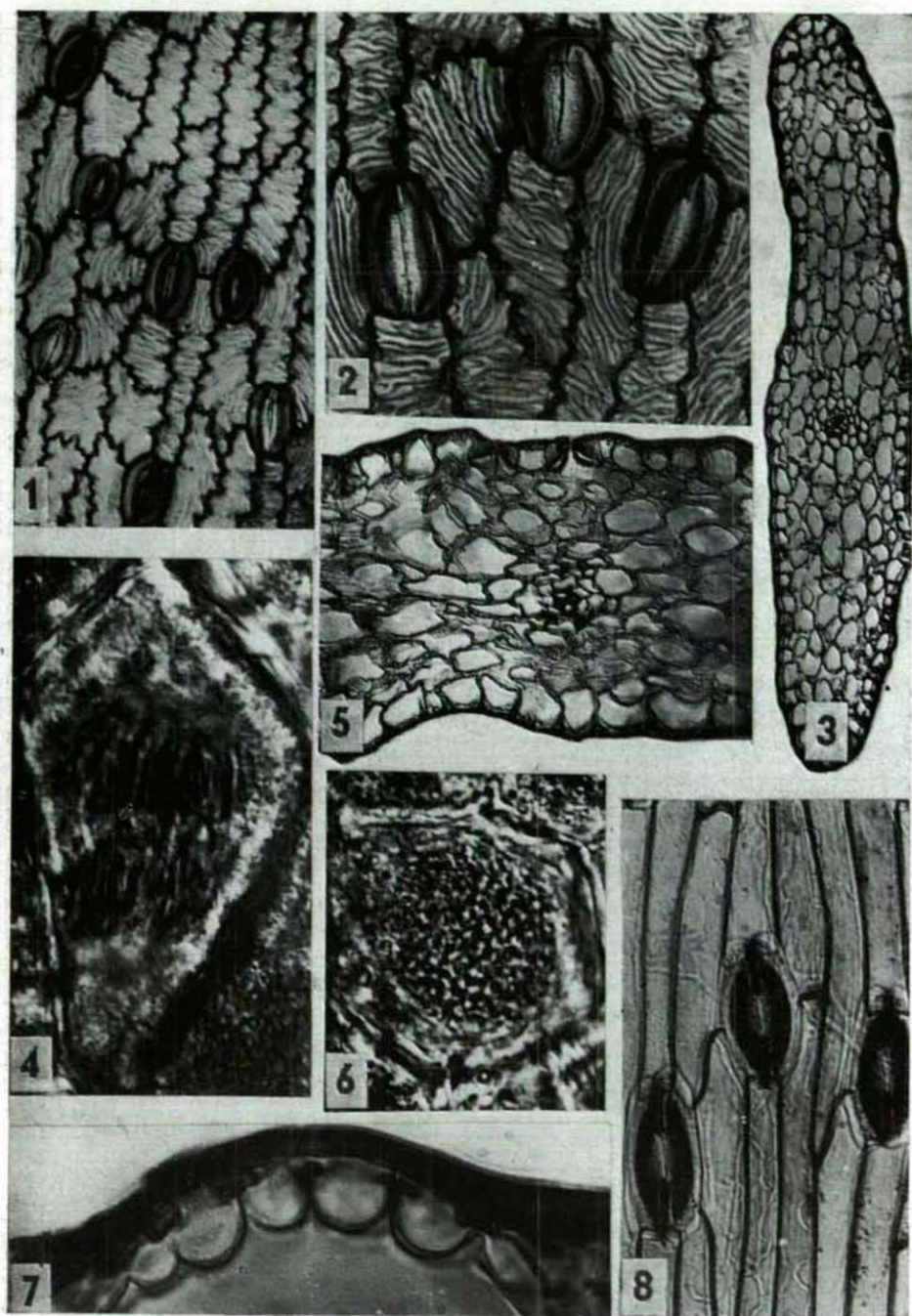
Tafel II.



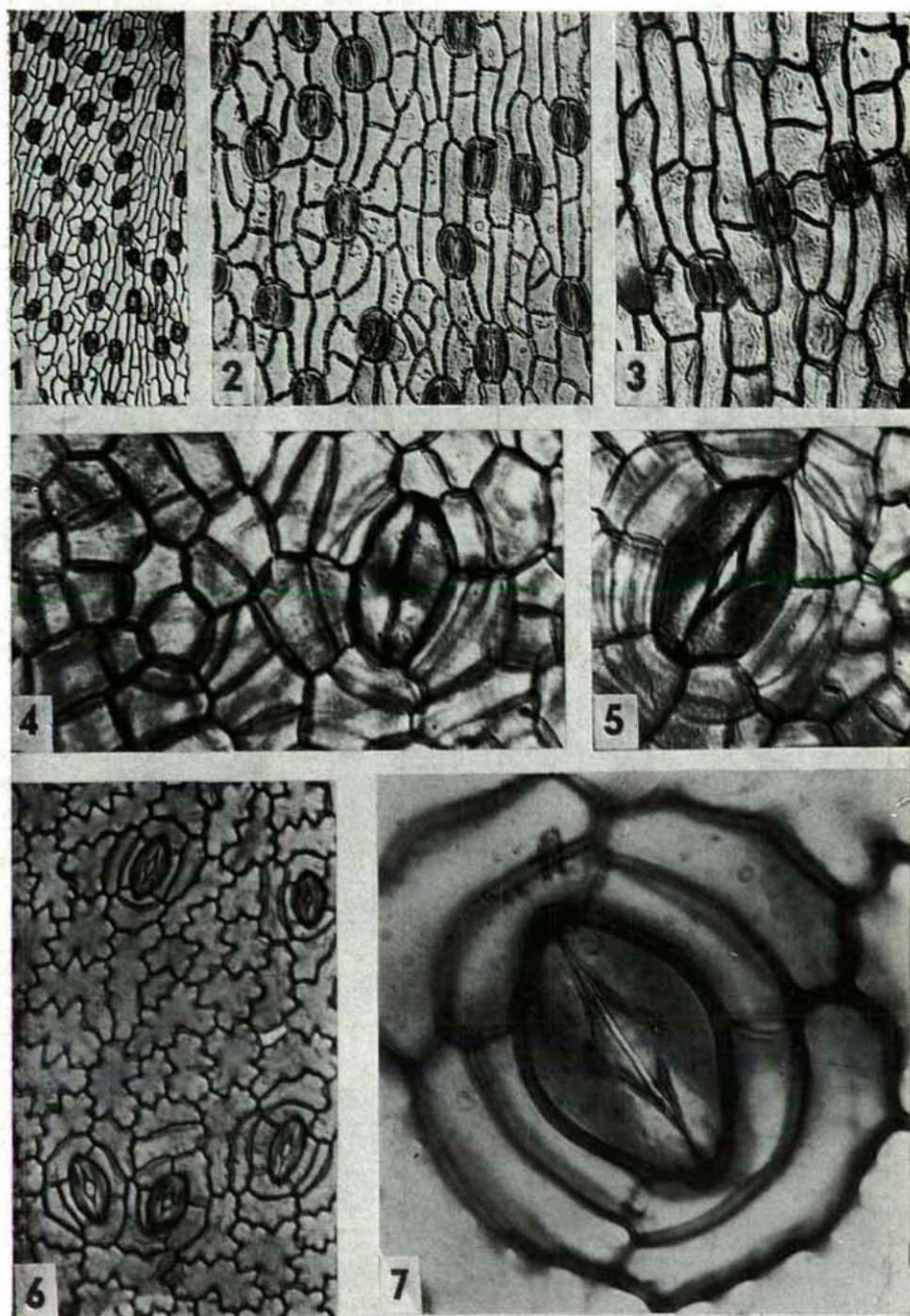
Tafel III.

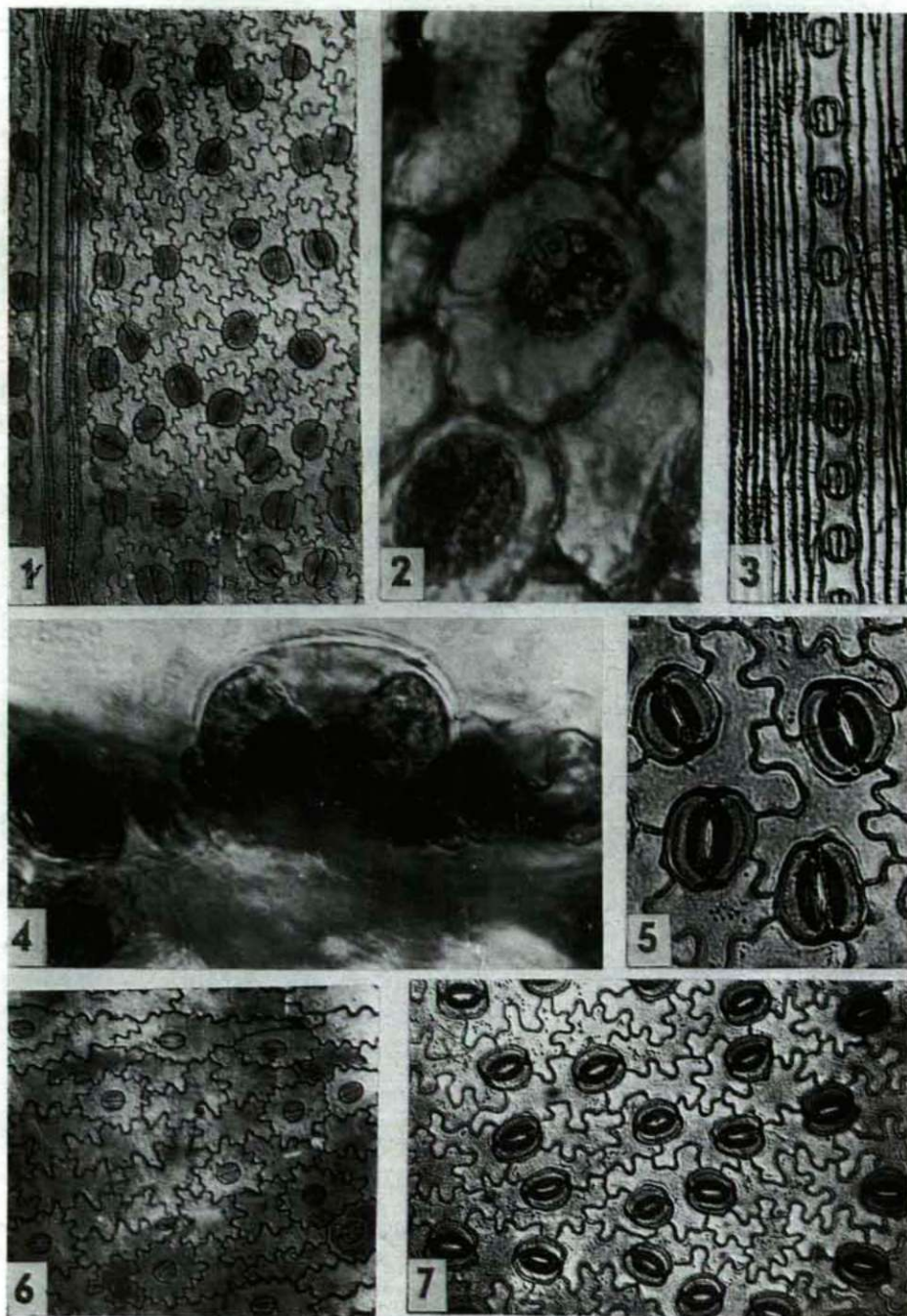


Tafel IV.



Tafel V.



Tafel VI.

Tafel VII.

